第 40 卷 增刊　　昆 虫 学 报　　Vol. 40, Suppl.
1997 年 11 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Nov., 1997

麦蚜在不同抗级小麦上刺吸行为的比较 *

陈巨莲　丁红建　李志坚　倪汉祥　孙京瑞
(中国农业科学院植物保护研究所　北京　100094)

摘要　应用 EPG (Electrical Penetration Graph) 技术记录了麦长管蚜 *Sitobion avenae* F. 及禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* L. 在不同抗性级别的小麦品种 (红芒红、小白冬麦、kok-1679 和 L_1) 上的取食行为。结果表明，麦蚜在参试品种上刺吸的各种特征波型基本相同，但其出现时间、重复出现的次数及历期长短存在差异，其中自开始记录至第一次出现 E_1 波的时间及 E_2 波历期比率可做为参试品种是否抗蚜的主要生理性指标。依据主要波型统计参数用聚类分析方法对参试品种抗蚜性进行分类，其结果与室内生命表参数研究及田间鉴定结果基本一致。本文还对 EPG 在抗性因子定位、抗蚜鉴定中作用及 EPG 记录的影响因素略作讨论。

关键词　小麦抗蚜品种，EPG，麦长管蚜，禾谷缢管蚜，刺吸取食行为

在蚜虫与寄主植物互作关系中，蚜虫刺探行为和口针在植物组织中的穿行活动在选择寄主过程中起着重要作用。麦蚜同其它蚜种一样，从空中降落到小麦植株上，经过一系列口针刺探活动，获得寄主是否适宜的信息，从而决定是离开寄主还是留下来继续取食。已有文献报道，麦蚜在抗感小麦品种上取食行为存在差异，在抗蚜品种上蚜虫刺探频率高[1]，表现出较多短暂的不连续的口针刺探，较长时间唾液分泌和非韧皮部取食[2]，且在韧皮部取食总历时比感蚜品种减少 72%[3]。唾液鞘组织学研究表明，抗蚜品种可以减少禾谷缢管蚜和麦无网长管蚜(*Metopolophium dirhodum* W.)口针达韧皮部的次数[4]。由于蚜虫属刺吸式昆虫，口针插在植物组织内，直接观察取食行为的信息有限，而 DC-EPG 技术能提供蚜虫取食过程及口针尖端在植物组织中位置的有关信息[5,6,7]，因而广泛用于蚜虫寄主范围、传毒和植物抗蚜性研究[8,9]。本文采用 EPG 方法研究麦蚜在不同抗性级别小麦品种上刺吸行为差异，从而分析影响麦蚜取食的因素和可能存在部位，从取食行为学角度探索品种抗蚜鉴定新方法，为开展针对抗性因子存在部位的生化机制研究，提高抗蚜鉴定技术提供一定依据。

1　材料和方法

1.1　小麦和麦蚜

选择田间抗性鉴定抗级稳定的 4 个品种(其名称及田间抗蚜级别如表 1)，以北京 837

* 国家攀登计划资助项目
1997-05-09 收稿，1997-06-26 收修改稿

为对照品种。室内盆栽苗 1～2 叶期使用。供试蚜虫：室内麦苗饲养的麦长管蚜和禾谷缢管蚜 3～4 龄无翅胎生若蚜，用 3～5 cm 长的银丝（直径 0.025 mm）一端用导电银胶（美国产）粘在蚜虫体背，另一端与行为仪的探头相连，将蚜虫置于麦叶上任其取食。实验在室温 18～20℃条件下进行。

1.2 实验仪器

昆虫刺吸行为仪即 EPG 测试系统是参照 Tjallingii[6]-DC 系统，由中国农科院植保所和原子能所自行设计制作，由放大器，探头，法拉第屏壁罩和记录仪构成。放大器为双通道，主要技术参数：外周可调电源为±1.5 V，输出电阻为 $10^9\Omega$，放大倍数为 50 倍，输出电流偏差<5pA，脉冲为为 50 mv，台式自动平衡记录仪（上海大华仪表厂生产），量程为 1 mV～2 V。

表 1　参试品种的田间抗蚜鉴定结果*

品种名称	麦长管蚜	禾谷缢管蚜
红芒红	低感	中感
小白冬麦	低抗	中抗
kok-1679	高抗	中抗
L_1	中抗	高抗

*品种的田间抗蚜鉴定结果源于国家“八五”攻关黄淮海麦区品种抗蚜鉴定总结材料，由中国农科院植保所和河南农科院植保所利用模糊识别技术共同协作完成，品种的抗性级别分免疫、高抗、中抗、低抗、低感、中感、高感 7 类

1.3 EPG 电信号记录及波型统计方法

每头蚜虫连续记录 5～7 h，每个蚜种在不同品种上分别重复 5～6 次，依据表 2 中描述波型特征将波型分为如下 7 种：np（非取食）、C（A+B+C）、Pd、E_1、E_2、F、G。对下列 3 类波型参数进行统计分析：①各种波型历时占总历时的比例及口针在寄主植物上的刺探频率（$Pf=Pd/C$）；②自记录开始至第一次出现某种波型的时间，其中包括出现刺探波［M（s）］，出现 E_1 波［N（s）］，出现 E_2 波［O（s）］；③出现某种波型的次数，其中包括口针刺探总次数［R（次）］，有 E_1 波而无 E_2 波的 E 波次数［P（次）］，E 波持续时间超过 8 min 的次数［E（8）］，Kimmis 等[10]组织学研究结果表明，E 波持续时间长于 8 min 蚜虫口针顶端位于筛管内，且被切割下蚜虫口针残基内可渗出汁液，因而长于 8 min 的 E 波次数代表韧皮部取食的次数。

表 2　DC－EPG 波型特征及生物学意义一览表*

EPG 波型	特征		生物学意义	
	频率（Hz）	电压水平	植物组织	蚜虫活动
A	5～10	e	表皮层	口针接触植物表面电路导通
B	0.2～0.3	e	表皮/叶肉	形成唾液鞘
C	混杂	e	任何组织	口针在组织间活动路径
Pd	0.02	i	任何活细胞	口针尖端在细胞内穿刺
E_1	2～7	e	韧波部筛管	分泌唾液
E_2w	4～9	i	韧皮部筛管	（水溶性）唾液分泌
p	0.5～4	i	韧皮部筛管	（被动）吸食
F	11～19	e	任何组织	口针机械运动
Gw	4～9	e	木质部	主动吸食

*出自 Tjallingii[11]并作修改。e：细胞外；i：细胞内；P：波峰；W：波

2 结果与分析

2.1 麦蚜EPG特征波型分析

麦长管蚜和禾谷缢管蚜在5个不同抗性品种的取食波型除F波出现机率较少外，其余的波型在所有参试品种上均存在。当麦蚜接触麦叶时，有一段时间爬行，即非取食过程（np），尔后，口针在叶表开始刺探，出现A波，随后B波和C波，此三种波型常混杂出现，难以区分因而将A+B+C统计为C波。

在感蚜品种上经过一段时间C波后，便进入取食波（E、G）阶段，但在抗蚜品种上常出现不规则波型或C波重复历期长。E波分为E_1和E_2两类，一般E_1波常出现在E_2波之前，表明麦蚜口针到达韧皮部筛管细胞时，总是先分泌水溶型唾液，E_2波则反映蚜虫被动吸食韧皮部筛管中汁液。在抗性水平高的品种上常出现E_1和E_2混杂波型称之为E_1bE_2，如品种L_1波型记录中多次重复出现E_1bE_2。波型F和G可发生在E波前后。波型G则反映口针在木质部吸食（如水等）过程，常伴随蚜虫的饥饿和脱水程度的增大而变长。

总之，麦长管蚜和禾谷缢管蚜在不同抗级小麦品种的取食特征波型基本一致，只是各种波型首次出现时间，重复出现次数及历期存在差异。

2.2 不同小麦品种波型参数差异比较

*F*测验及Duncan SSR法多重比较结果（表3、表4）表明，禾谷缢管蚜在不同品种上非取食波（np）历期比例和第一次出现E_1波的时间（N）存在显著差异（$F>F_{0.05}$）；红芒红比kok-1679，L_1和对照CK均长，其余波型参数差异不显著。麦长管蚜在不同抗级品种上E_2波历期呈极显著差异（$F>F_{0.01}$）：抗蚜品种上E_2波历期显著低于对照品种，其余的波型参数亦无显著差异。由此可知，自记录开始至第一次出现E_1波的时间及E_2波历期可做为参试品种是否抗蚜的主要生理性指标。

2.3 不同抗性品种间的主要波型参数的聚类分析

根据F测验结果，从统计的波型参数中选择F值大于或接近$F_{0.05}$的参数（见表3，表4）采用欧氏距离进行聚类分析，两种蚜虫在参试品种上抗级归类的距离依据最适方法。

2.3.1 禾谷缢管蚜：用最长距离法进行聚类分析，取距离$D=3.0$时，五个参试品种可分为3类：

第一类，感蚜类型，红芒红（编号1）

第二类，中间类型，包括对照（CK）和小白冬麦（编号5，2），因期E_1波历期和刺探频率属于中等；

第三类，抗虫品种，包括kok-1679和L_1（编号3，4），因期E_1波前期和E_1波历期短，刺探频率高。

表 3 禾谷缢管蚜在不同品种上主要波型参数表

品种名称	n	np 历期比例(%)	多重比较 $P=0.05$	E_1 历期比例(%)	Pf(%)	N(s)	多重比较 $P=0.01$	P(次)	O(s)	M(s)
红芒红	5	33.16±5.23	a	6.78±3.36	1.1±0.49	10911.67±46.35	A	2±1.41	8842.67±85.53	2370±38.99
小白冬麦	6	27.67±5.52	a	2.58±1.77	1.31±0.59	3961.8±68.14	AB	0.80±0.91	1993.2±49.83	1266.6±45.63
kok1679	5	9.07±3.39	b	1.20±1.28	1.72±0.68	2139±39.58	B	0.2±0.67	1835.6±27.46	293±13.98
L_1	6	2.64±1.91	b	0.42±0.88	1.95±0.79	1942±66.23	B	0.00	2340.17±64.98	418±24.56
CK	5	1.01±1.22	b	5.96±1.84	1.56±0.78	3162±47.21	B	0.67±1.24	4923.67±69.44	761.67±32.29
F 值及显		3.28		2.32	2.29	3.77		2.70	1.76	1.70
著性检验		*		ns	ns	* *		ns	ns	ns

注：表中波型参数值为 $\overline{X}\pm SE$，其中 F 值及显著性检验：$F>F_{0.05}$ 标 *，$F>F_{0.01}$ 标 * *，$F<F_{0.05}$ 标 $_{ns}$。n 指正常取食而统计重复数，不包括因脱皮或粘胶不好的个体。

np 历期比例(%)：非取食波历时占总历时的百分比；E_1 历期比例(%)：E_1 历时占总历时的百分比；

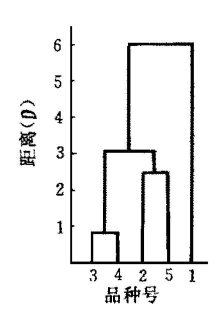
Pf(%)：为刺探频率＝刺探次数(Pd)/C 波历时；N(s)：自波型记录开始至首次出现 E_1 波的时间；

O(s)：自波型记录开始至首次出现 E_2 波的时间，P(次)：出现 E_1 波而无 E_2 波的 E 波次数；M(s)：自波型记录开始至首次出现刺探波的时间

表 4 麦长管蚜在不同小麦品种上主要波型参数表

品种名称	n	E_2 历期比例(%)	多重比较		E 历期比例(%)	F 波历期比例(%)	C 波历期比例(%)	E_1 历期比例(%)	np 历期比例(%)	Pf(%)	E(8)(次)	N(s)	M(s)
			$P=0.05$	$P=0.01$									
红芒红	5	53.64±6.40	a	A	62.56±5.55	3.39±2.42	25.49±5.32	7.85±3.32	8.56±2.29	2.12±0.69	2.0±1.32	4117±41.87	1281±35.8
小白冬麦	5	14.77±3.64	ab	AB	25.71±4.40	0.00	38.09±3.62	10.94±2.77	32.27±5.01	1.77±0.81	1.4±1.07	4233.4±37.05	1478±38.63
kok1679	5	9.16±3.53	b	B	39.75±1.55	0.00	27.47±4.36	23.12±4.05	19.36±3.92	2.24±0.94	2.4±1.29	5840.4±38.81	1715.2±34.50
L_1	5	0.47±0.89	c	B	6.56±2.14	17.75±4.88	28.99±2.74	6.10±2.10	33.82±4.93	1.08±0.64	0.33±0.76	10205.67±100.4	5210.33±75.16
CK	5	9.45±1.26	b	B	29.10±3.27	0.00	54.88±2.58	19.65±3.11	6.21±0.77	1.56±0.54	4.0±1.63	708.567±66.24	1033.33±24.99
F 值及显		3.99			2.46	2.24	1.68	1.70	1.68	1.74	2.17	1.61	1.61
著性检验		* *			ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

注：E_2、E、F、C 波历期比例(%)分别为该波型历时占总历期的百分比；E(8)(次)：持续历期超过 8 min 的 E 波次数，作为韧皮部吸食次数，其余参数的含义，参数值表示，F 值及显著性检验含义等均同表 3



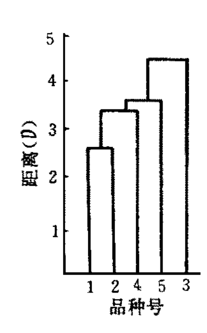


图1 禾谷缢管蚜聚类分析图　　　图2 麦长管蚜聚类分析图

纵坐标为聚类分析中距离参数（无单位），横坐标为品种号，其代表的品种分别为：

1：红芒红，2：小白冬麦，3：kok1679，4：L_1，5：CK

2.3.2 麦长管蚜：用类平均法进行聚类分析，取距离 $D=3.0$ 时，5个品种可分3类

第一类：感虫类型，包括 kok1679 和 CK（编号3，5），E_1 波历期短，而 E_2 波历期最长，因而属感蚜品种。

第二类：中间类型，红芒红和小白冬麦（编号1，2）。红芒红因非取食波型 np 的静止不动历期长，使得 E_2 的历期比率缩短因而属中间抗性类型。

而小白冬麦 C 波历期长而 E_2 历期比率小。

第三类：抗虫类型，L_1（编号4）。因其针刺频率最高，E_2 历期比例低。

综上所述，由 EPG 波型参数聚类分析能确定品种抗感类型，与室内苗期生命表参数及田间抗虫鉴定结果基本吻合。

3 结论与讨论

3.1 抗性因子的可能存在部位

EPG 技术的特点是使刺吸式昆虫口针在植物内部的活动成为“看得见”的信号[12]，通过各种特征波谱历期、发生频次等参数，反映口针在叶表皮，叶肉组织、韧皮部、木质部的穿行、唾液分泌和吸食等活动，为抗性因子的定位提供了依据。禾谷缢管蚜在不同抗级品种上 E_1 前期差异显著，表明表皮及叶肉组织的理化因素对蚜虫取食其有一定抵抗作用；麦长管蚜在抗性品种上 E_2 波历期显著短于感蚜品种，表明韧皮部生化物质中可能存在蚜虫的拒食因子。

3.2 EPG 技术在品种抗蚜鉴定中应用

用 EPG 进行植物抗蚜快速筛选工作正日益受到许多行为昆虫学者们的关注。小麦抗蚜类型主要为抗生性和不选择性，EPG 技术能反映的抗性机制主要是植物组织的机械阻

碍，生化物质排拒作用，即能较准确地反应抗生性品种差异而低估蚜虫对寄主的不选择性[6,13]，因为用一根细长的银丝将蚜虫与放大器的探头连接起来，蚜虫不能任意离开叶片，从而产生一种“捆绑效应”[3]。本文中参试的不同抗级的小麦品种，属以不选择性为主的抗蚜类型（拟另文发表），由 EPG 波型参数分析推断的抗蚜性除红芒红外均比田间鉴定的抗性水平偏低，甚至田间鉴定为高抗麦长管蚜的品种 kok-1679 被归为感蚜一类。这反过来也印证了不选择性抗性类型的特征。由于本实验中未涉及抗生性为主的不同抗源的波型差异研究，因此深入开展抗生性小麦品种的研究，可望进一步明确 EPG 在快速抗蚜鉴定中作用。

值得注意的是，在不同抗级品种的取食行为研究中，应选用来自同一母蚜产的若蚜群，避免麦蚜生物型的干扰；此外，EPG 实验最好在恒温控光条件下进行，减少环境因素对蚜虫取食活动的干扰，增强其结果的可比性。

参　考　文　献

1 Ryan J D *et al*. Feeding behavior, fecundity and honeydew production of two biotypes of greenbug (Homoptera: Aphididae) on resistant and susceptible wheat. Envir. Ent. 1987, **16** (3): 757～763

2 Morgham A T, Richardson P E *et al*. Correlation of electronically recorded waveforms with probing activities of biotype E greenbugs on resistant and susceptible wheat plants. J. Kana. Ent. Soc. 1992, **65** (3): 252～260

3 Claudia M C, Pierre J S *et al*. Analysis of wheat resistance to the cereal aphid *Sitobion avenae* using electrical penetration graphs and flow charts combined with correspondence analysis. Ent. Exp. Appl. 1995, **75**: 9～18

4 Soiller N J. Electronic recording of plant pentration by the cereal aphids *Rhopalosiphum* padi and *Metopolophium dirhodum* on resistant and susceptible wheat seedlings. Ann. Appl. Bio. 1988, **112**: 471～478

5 Tjallingii W F. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. Ent. Exp. Appl. 1978, **24**: 721～730

6 Tjallingii W F. Electrical recording of stylet penetration activities. In: Minkds A K. and Harrewijin P. ed. Aphids, their biology, natural enemies and control. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1988, 95～108

7 严福顺. 蚜虫口针的刺探行迹和跟踪研究方法. 动物学杂志, 1995, **30** (3): 40～44

8 韩心丽, 严福顺. 大豆蚜在寄主与非寄主植物上的口针刺吸行为. 昆虫学报, 1995, **38** (3): 278～283

9 姜永幸. 棉蚜的取食行为及棉花抗蚜的生理生化机制. 1994, 博士学位论文

10 Kimmins F A. Tjallingii WF. Ultratructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. Ent. Exp. Appl. 1985, **39**: 135～141

11 Tjallingii W F. Continuous recording of stylet penetration activities by aphids. In: Campbell P K and Eikenbary R D ed. Aphid-Plant Genotype Interaction. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B V, 1990, 89～99

12 雷　宏, 徐汝梅. EPG——一种研究植食性刺吸式昆虫刺探行为的有效方法. 昆虫知识, 1996, **33** (2): 116～120

13 Tjallingii W F. Wire effects on aphids during electrical recording of stylet penetration. Ent. Exp. Appl. 1986, **40**: 89～98

A COMPARISON STUDY ON PENETRATION BEHAVIOUR OF WHEAT APHIDS ON WHEAT CULTIVARS WITH DIFFERENT RESISTANT LEVELS

Chen Julian Ding Hongjian Li Zhijian Ni Hanxiang Sun Jingrui

(*Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Science Beijing* 100094)

Abstract In this study, the stylet penetration behaviours of *Sitobion avenae* F. and *Rhopalosiphum padi* L. on wheat cultivars with different degrees of resistance were recorded with EPG (Electrical Penetration Graph) technique. Results showed the specific wave patterns of aphid penetration on the four tested cultivars (Hongmanghong, Xiaobaidongmei, kok-1679 and L_1) were almost similar, but there were differences in the start time, repeats and duration. The time for the first appearance of E_1[N] and the rate of total duration of E_2 to total recording time (E_2%) could be taken as the main physiological parameters accociated with the cultivars resistance. Based on the major wave patterns' parameters, the cluster analysis was used to distigush resistant levels of the tested cultivars and the result was fit basically with the life table parameters in lab and the evaluation in field. In the end of this article, the possible location of the resistant factors, function in resisatant evaluation by EPG and factors affecting EPG recording were discussed briefly.

Key words wheat cultivars resistance to aphids, EPG, *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi*, penetration and feeding behavior